AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri), cild 68, №1, səh. 49-53 (2013)

Этапы эмбрионального развития радужной форели (*Salmo gairdneri* Richardson,1836)

А.Т. Гасанова

Азербайджанский медицинский университет, ул. Бакиханова, 23, Баку1022, Азербайджан;
E-mail:canbaxish@gmail.com

Статья посвящена периодам эмбрионального развития от оплодотворения до выклева личинки из икринки радужной форели, выращенной на Чухур-Кабалинском рыбзаводе. Согласно морфологическим характеристикам, эмбриональное развитие зародыша можно подразделить на семь периодов. Каждый из периодов отличается от последующего по форме и назначению. Продолжительность периодов зависит от условий окружающей среды, в частности от температуры, чистоты и степени обеспеченности кислородом воды, в которой развивается икра.

Ключевые слова: *зародыш, развитие, радужная форель, период, этап, температура*

ВВЕДЕНИЕ

В Азербайджане рост и развитие радужной форели в эмбриогенезе и частично постнатальном периоде жизни исследованы подробно (Абдурахманов, 1966, Кулиев, 1978, 1981, 2005). А этапы в эмбриональном развитии радужной форели никем не были изучены.

Отметим, что теория этапности развития рыб разработана российскими учёными С.Г.Крыжановским (1950) и В. В. Васнецовым (1953). По их мнению, в индивидуальном развитии рыб можно выделить ряд крупных отрезков, т.е. периодов, каждый из которых характеризуется общими для разных видов свойствами. На каждом этапе организм характеризуется специфическими приспособлениями к среде, т. е. определёнными особенностями строения, дыхания, питания, роста. На протяжении этапа организм растет, но значительных изменений в его строении и в его отношениях с окружающей средой не происходит. При этом вырабатываются свойства, обеспечивающие переход к следующему этапу. Эмбриональный период ─ это период с момента оплодотворения яйца до перехода молоди на внешнее питание. В это время зародыш питается за счёт желтка, запаса пищи, полученного от материнского организма. Данный период подразделяется на два подпериода:

1) подпериод собственно эмбриона или икринки, когда развитие зародыша происходит в оболочке;

2) подпериод свободного эмбриона (предличинки), когда развитие идет вне оболочки.

В настоящей работе мы попытаемся описать этапы подпериода собственного эмбриона, когда развитие зародыша происходит внутри оболочки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы исследования были собраны в 2011-2012 гг. на Чухур-Кабалинском форелевом рыбзаводе, где разводится ручьевая радужная форель. Икра была получена от зрелых производителей без инъекций каких-либо гормональных препаратов легким нажатием на брюшко форели и сбором икринок в сухую посуду – таз. В таз отцеживали икру от 4-6 самок, после чего ее осеменяли молоками от 3-4 самцов. После перемешивания с помощью пучка гусиных перьев через 2-3 минуты в таз добавляли воду, затем икру снова перемешивали и отмывали от полостной жидкости и сгустков крови, при этом икра становилась чистой, а икринки не склеивались друг с другом (Кулиев, 1980; Дроздов и Иванков, 2000; Новоженин, 2002; Хойскии др., 2012). Оплодотворенную икру оставляли в покое на 2-3 часа. За это время происходило её набухание, затем её закладывали сначала в инкубационный аппарат Шустера, а потом в систему Латков по Черфасу-Козловскому. На следующий день под микроскопом фирмы MOTIC с достаточной четкостью были видны 2 или 4 бластомера. Начиная с момента оплодотворения до выклева, каждый день брались материалы и фиксировались в 5%-ом формалине, а в дальнейшем в 10 % -ой уксусной кислоте. В этой жидкости оболочки икринок становились прозрачными, а зародышевый диск отчетливо просматривался под микроскопом. Однако, особое внимание было уделено однодневным, 4-6-ти, 8-и, 10-ти, 13-ти, 16-ти, 18-ти, 25-и, 32-х, 38-и, 45-ти дневным, учитывая, что в это время каждые этапы развития (периоды) четко отличаются от предыдущих.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вначале мы наблюдали за ростом и развитием оплодотворенных икринок, так как в это время закладывается фундамент всех биологических процессов, которые происходят за счет питательных веществ, находящихся в икринке. Кроме того, благодаря росту и развитию, у икринок появляется морфологическое разнообразие, характеризующее этапы развития. При изучении раннего эмбриогенеза радужной форели на Чухур-Кабалинском рыбзаводе нами установлено, что в нем различается семь этапов, которые по морфологическим признакам отличаются друг от друга. Первый подпериод собственного эмбриона радужной форели подразделяют на различное количество стадий (Рис. 1).

Первый этап – образование перивителлинового пространства – бластодиска. Данный этап характерен тем, что вначале происходит интенсивное набухание икры (Соин и Новиков, 1983; Гемонов и Лаврова, 2012; Korcock et al., 1988; Weatlierley et al., 1990; Niksirat et al., 2007). Было установлено, что длительность этого этапа и всех последующих зависит от температуры воды. Когда процесс концентрации ооплазмы заканчивается, через середину бластодиска проходит первая борозда деления, образуются 2 бластомера. Диаметр зародышевого диска в это время составляет 1,5-2,0 мм. Особенно интенсивно процесс происходит в первые 1-2 часа, после чего с определенными предосторожностями икру загружают в инкубационный аппарат для дальнейшего развития икры.

Второй этап – дробление бластодиска. Дробление бластодиска начинается уже через 8 часов (температура 6-7°C). Вначале образуется стадия двух бластомеров, затем число бластомеров удваивается. В конце этапа наблюдается перегруппировка жировых капель, укрупнение и сосредоточение их на анимальном полюсе. Завершается этот этап образованием эпителиальной бластулы. Общая продолжительность этапа при температуре 6-7°C составляет 6 суток. Диаметр бластодиска начинает увеличиваться, и бластодерма, разрастаясь, обволакивает желток. Краевая зона обрастания утолщена, на ней через некоторое время появляется впячивание, в центре которого образуется зародышевый бугорок, который называют краевым узелком. Образуется куполообразный бластодиск – зародышевый диск, который состоит из собравшейся в верхней части (на анимальном полюсе) цитоплазмы. Вокруг зародышевого диска группируются крупные и мелкие капельки жира. Какое бы положение ни занимала икринка, зародышевый диск всегда будет находиться на анимальном полюсе. Дальнейшее дробление происходит с нарастанием числа бластомеров в геометрической прогрессии.

Третий этап – образование гаструлы. Этот этап характеризуется интенсивным обрастанием желтка бластодиском – гаструлой и при достижении 1/10 его поверхности образуется краевой узелок, который превращается в зародышевый язычок за счёт увеличенного желтка на половину. Десинхронизация клеточных делений продолжается и постепенно переходит к асинхронному делению. На поверхности бластодиска образуются многочисленные, но уже хорошо различимые клетки. Бластодиск утолщается, края его отвесно спускаются, поверхность имеет зернистый вид. Начинается уплощение бластодиска. Задний край бластодермы утолщается, появляется краевой узелок.

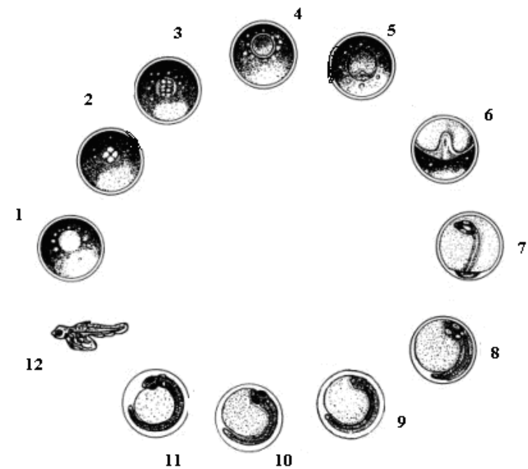


Рис. 1. Стадии эмбрионального развитии радужной форели:
1) оплодотворенная яйцеклетка 2) однодневная 3) 4-х—6-ти дневная 4) 8-и дневная 5)10-ти дневная 6) 13-ти дневная 7)16-ти дневная 8) 18-ти дневная 9) 25-и дневная 10) 32-х дневная 11) 38-и дневная 12) 45-ти дневная (выклев)

Четвертый этап – образование зародышевого валика (тела эмбриона). Происходит образование и дифференцировка отдельных органов, сегментация туловища. Краевой узелок удлиняется, превращаясь в краевой язычок, в котором закладываются зародышевые пласты и хорда, формируется головной отдел эмбриона. Образуются мозговые, слуховые и глазные пузыри. Тело зародыша занимает половину окружности желтка. При обрастании на 50% в головной части появляются боковые выступы, утолщается нервный валик, обособляется хорда, появляются жаберные карманы.

Пятый этап – замыкание желточной пробки

и отделение зачатка хвостового отдела. С увеличением обрастания удлиняется тело зародыша. Хвостовой отдел и тело делятся на отдельные сегменты (миомеры). К этому времени в головном отделе образуются глазные и слуховые пузыри. Завершение обрастания желтка бластодермой означает наступление другой стадии – образования желточной пробки. На конце хвоста остается небольшая площадь, не покрытая бластодермой желтка. По продолжительности пятый этап был несколько короче четвертого этапа. Образование хвостовой почки и ее рост следуют после закрытия желточной пробки и замыкания бластопора. Появляются зачатки грудных плавников, жаберные дужки, сердечная трубка, образуется гемоглобин в эритроцитах, отмечается движение зародыша.

Шестой этап – пигментация глаз и начало пульсации сердца. Продолжается формирование и развитие эмбриона. Закрытие желточной пробки означает, что желток полностью покрыт разросшимся бластодиском. Формируется и увеличивается средний мозг, образуется хрусталик глаза. Тело зародыша плотно прилегает к желтку, но хвостовой отдел еще не оформился, конец его утолщен и свободен – это стадия хвостовой почки. В дальнейшем образуется сердце и кровеносная система, увеличиваются размеры глаз, голова отделяется от желтка, образуются грудные плавники, появляются жаберные щели. Образуется печень, начинается кровообращение, к концу этапа появляется ротовая щель, глаза хорошо пигментируются, на теле заметны меланофоры, образуется анальное отверстие. Завершается рост эмбриона, образуются зачатки брюшных и непарных плавников.

Седьмой этап – выклев. Выклев может произойти за 3 дня и растянуться до 1 месяца. Хвост сегментируется, глаза постепенно темнеют. Наступает стадия, малочувствительная к механическим воздействиям, или стадия пигментированных глаз – глазка. В это время икру можно осторожно промывать, перекладывать и перевозить в другие форелевые хозяйства. К этому времени формирование всех жизненно необходимых органов зародыша бывает закончено. Начинает пульсировать сердце, образуется пигмент в теле эмбриона. Это стадия подвижного эмбриона (Кауфман, 1990; Макеева 1992; Lowe-Junde, 1986; Shephard, 1987; Mansour et al., 2007). При достижении эмбрионом окончательных размеров начинают активно действовать одноклеточные железы вылупления, которые располагаются на голове, передней части желточного мешка, грудных плавников, полости рта и глотки. Секрет этих желез имеет протеолитическую природу, и, возможно, его выделение связано с содержанием растворенного в воде кислорода. Недостаток кислорода в воде приводит к выклеву. На длительность выклева оказывают преобладающее влияние температура и гидрохимической состав воды. На этом этапе образуются рот, появляются железы вылупления.

Для нормального развития икринок среди факторов внешней среды наиболее важное значение имеет температура, потому что под влиянием температуры окружающей среды инкубация икринок радужной форели достаточно сильно изменяется (Лапкин и др., 1981; Сазонова и др., 2004; Lahnsteiner and Patzner, 2002; Ciereszko et al., 2009). Нами (2012-2013) была прослежена продолжительность инкубации икры радужной форели под влиянием температуры окружающей среды.

Установлено, что продолжительность отдельных стадий имеет обратную коррелятивную зависимость от температуры воды, т.е. с повышением температуры соответственно уменьшается продолжительность инкубации. Продолжительность отдельных стадий в зависимости от температуры показана в таблице 1.

Таблица 1. Длительность этапов развития икры при различной температуре

	Этапы развития	Время после оплодотворения сутки при температуре, °С				
		6	7	8	9	10
1.	Начало дробления	1-2	1-2	1-2	1-2	1-2
2.	Дробление	2-4	2-6	2-5	2-3	2-4
3.	Бластула	5-15	5-9	5-7	4-6	4-5
4.	Начало гаструляция	10-16	9-16	7-11	6-7	6-8
5.	Формирования эмбриона, органогенез	11-17	10-17	12-13	9-11	8-10
6.	Образование глазных и слуховых пузырей	13-19	11-18	11-14	11-14	9-11
7.	Сегментация туловищного отдела	14-20	12-20	12-15	13-15	11-12
8.	Образование и замыкание желточной пробки	18-22	16-23	15-17	13-16	12-13
9.	Образование хвостовой почки и отделение хвоста	21-25	19-23	16-18	14-18	13-16
10.	Сегментации хвоста и начало движения	22-30	20-28	17-22	15-20	15-18
11.	Начало пигментации глаз	24-28	22-25	17-26	24-25	17-23
12.	Начало пульсации сердца	30-32	25-28	21-24	21-23	16-20
13.	Начало пигментации тела	35-39	33-34	24-26	21-28	20-23
14.	Выклев	56	45	42	39	32

Развитие форели происходит более равномерно и с меньшими отклонениями при постоянной температуре воды. Колебание температуры в течение суток отрицательно сказывается на эмбриогенезе. Чем интенсивнее икра окрашена каротиноидными пигментами, т.е. чем она оранжевее, тем более стойко выдерживает изменение температуры. В то же время в икринках разного размера, но с различной интенсивностью окраски процессы морфогенеза в период развития протекают одинаково. На протяжении эмбриогенеза особо чувствительными являются периоды дробления, обрастания и начала формирования эмбриона, образования хвостовой почки, отделения хвоста, начала пигментации глаз, сегментации хвоста и начала движений и особенно перед выклевом.

В зависимости от температуры воды, при которой происходит развитие икринки, в течение первых суток в ней происходят процессы преобразования. Через определенное время диск становится выпуклым образованием, состоящим из крупных клеток – морулой. Затем образуется морула средних и мелких клеток. Последующее деление и уменьшение размеров клеток приводит к образованию многослойного уплощенного диска – эпителиальной бластулы.

В результате действия фермента, выделяемого железами внутренней секреции зародыша, оболочка икры утончается и разрывается под воздействием движения эмбриона, и в результате происходит выклев. Нормальный эмбрион разрывает оболочку икринки при помощи хвоста и в дальнейшем становится жизнеспособным. А эмбрионы, разорвавшие оболочку икринки головой, впоследствии погибают.

ЛИТЕРАТУРА

Абдурахманов Ю.А. (1976) Биологическое обоснование строительства форелевого хозяйства Гырхбулаг в г.Шеки. Баку, 18 с. (Рукопись).

Васнецов В.В. (1953) Этапы развития костистых рыб. *Сб. Очерки по общим вопросам ихтиологии.* Изд-во АН СССР, М.: 207-226.

Гемонов В.В, Лаврова Э.Н. (2012) Гистология, эмбриология, цитология. ГЭОТАР-Медиа, 168с.

Дроздов A.JL, Иванков В.Н. (2000) Морфология гамет животных. *Значение для систематики и филогенетики.* М.: Круглый год. 460 с.

Крыжановский С.Г. (1950) Теоретические основы эмбриологии. *Жур. Усп. Соврем. биол.*, **30(3(6)):** 382-413.

Кулиев З.М. (1978) Морфологическая характеристика форелир. Шамкирчай. *2-я Закавк. конф. Морфологов* Баку: 164-166

Кулиев З.М. (1980) Биология и искусственное разведение Гек-гельской форели. *Биол.озер и водохранилищ Азербайджана.* Баку, Элм: 72-89

Лапкин В.В., Свирсешй А.М., Гояоваев В.К. (I98I) Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб. *Зоол. Журн.,* **60(12):** 1792 1802.

Новоженин Н.П. (2002**)** Разведение радужной форели в водоемах с естественным температурным режимом. *Рыбное хозяйство. Серия: Пресноводная аквакультура (аналитическая и реферативная информация),* **2:** 2-13,

Сазонова Е.Н., Флейшман М.Ю., Соколов А.В. (2004) Некоторые аспекты оптимизации искусственного воспроизводства осетровых рыб. *Природные ресурсы Хабаровского края: проблемы науки и образования.* Хабаровск, ХГПУ: 92-97.

Хойскии Д., Войнарович Ф., Мат-Поульсен Т. (2012) Руководство по искусственному воспроизводству форели в малых объемах. Будапешт, 21 с.

Ciereszko A., Wojtczak M., Dietrich G.J., Dobosz S. (2009) A lack of consistent relationship between distribution of lipid droplets and egg quality in hatchery-raised rainbow trout, Oncorhynchus-mykiss. *Aquaculture,* **289:** 150–153.

Korcock D.E., Houston A.H., Gray J.D. (1988) Effects of sampling condition on selected blood variables of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fich. Biol.,* **33(2):** 319-330.

Lahnsteiner F., Patzner R.A. (2002) Rainbow trout egg quality determination by the relative weight increase during hardening: a practical standardization. *J. Appl. Ichthyol.*, **18:** 24–26.

Lowe-Jinde L. (1986) Hematological changes in Cryptobia infected rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Zool.,* **64(6):** 352-1355.

Mansour N., Lahnsteiner F., Patzner R.A. (2007) Distribution of lipid droplets is an indicator for egg quality in brown trout, *Salmo truttafario*. *Aquaculture,* **273:** 744–747.

Niksirat H., Sarvia K., Mojazi A.B., Hatef A. (2007) Effects of storage duration and storage media on initial and post-eyeing mortality of stored ova of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss II. Aquaculture,* **262:** 528-531.

Shephard I.C.L. (1987) Ion-exchange phenomena regulate the environment of embrios in the eggs of freshwater fish. *Comp.* B*iochem. and physiol.,* **A88(4):** 659-662.

Weatlierley N.S., Rogers A.P., Goenaga X., Ormerod S.J. (1990) The survival of early life stages of brown trout (*Salmo tniita* L.) in relation to aluminium speciation in upland Welsh streams. *Aguat. Toxicol.,* **17(3):** 213-229.

Əlvan Forelin (*Salmo gairdneri* Richardson, 1836) Embrional Inkişaf Mərhələləri

A.T.Həsənova

Azərbaycan Tibb Universiteti

Məqalə əlvan forellərin embrional inkişafında mayalanmadan başlayaraq sürfənin kürüdən çıxdığı anadək olan vaxtda rast gəlinən dövrlərə həsr olunub. Tədqiqat işi Azərbaycanın Çuxur-Qəbələ qızıl balıqyetişdirmə zavodundan götürülmüş materiallar üzərində aparılıb. Rüşeymin kürüdaxili inkişafındakı morfoloji dəyişilmələr yeddi dövrə bölünür. Hər bir dövr forma və mahiyyətinə görə özündən əvvəlki dövrdən fərqlənir. Bu dövrlərin davam etmə müddəti ətraf mühitdən, xüsusilə kürülərin inkişaf etdiyi suyun temperaturundan, təmizliyindən, oksigenlə təmin olunma dərəcəsindən asılıdır.

The Periods Of Rainbow Trout`s *(Salmo gairdneri* Richardson, 1836) Embrional Development

A.T.Hasanova

Azerbaijan Medical University

This article is dedicated to the periods of Rainbow trout`s embrional development beginning from fertilization till getting out from the egg. Research has been carried out on materials of Chukhur -Kabala fish factory of Azerbaijan. Morphological changes of the embrional development inside the egg are divided into seven periods. Each period differs from the previous one according to form and essence. Duration of these periods is varies according to the environment, especially to temperature, cleanness, degree of oxygen supply of the water where eggs develop.